# FORTPLANTNINGSBIOLOGISKA STUDIER ÖVER DEN TROPISKA BENFISKFAMILJEN

# ANABANTIDAE

AKADEMISK AVHANDLING

SOM MED TILLSTÅND AV MATEMATISK-NATURVETENSKAPLIGA FAKULTETEN VID UPPSALA UNIVERSITET FÖR VINNANDE AV FILOSOFIE DOKTORSGRAD FRAMLÄGGES TILL OFFENTLIG GRANSKNING Å ZOOLOGISKA INSTITUTIONEN FREDAGEN DEN 1 NOVEMBER 1957 KL. 10 F. M.

AV

STEN FORSELIUS
FIL. LIC., VÄRML.

*För samtidig granskning framläggas de i inledningen nämnda arbetena*

UPPSALA 1957

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB

UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

## Inledning

Denna avhandling utgör en kortfattad sammanställning av det material och de huvudresultat, som författaren tidigare redovisat i följande tre separata uppsatser, kallade I, II och III respektive:

I. Studies of Anabantid fishes I. A qualitative description of the reproductive behaviour in territorial species investigated under laboratory conditions with special regard to genus *Colisa*. An introduction. *Zool. Bidr.*, 32: 93–302.

II. Studies of Anabantid fishes II. Anatomy and histology of some endocrine organs. Quantitative description of growth and nest-building activity. *Ibid.*, 32: 303–378.

III. Studies of Anabantid fishes III. A theoretical discussion of the differentiation, function, causation and regulation of reproductive behaviour. *Ibid.*, 32: 379–598.

Del I utgör en detaljerad beskrivning av fortplantningsbeteendet hos några revirhållande labyrintfiskarter, tillhörande familjen Anabantidae. Den metodik som tillämpats vid akvariestudierna överensstämmer i huvudsak med den som utarbetats av den etologiska skolan.

Under loppet av den etologiska undersökningen framstod det successivt som ett allt oundgängligare krav för en djupare förståelse av fiskarnas beteende att få ökad klarhet i en del frågor av anatomisk och hormonell natur. Främst gällde det att undersöka i vilket förhållande fortplantningsbeteendet står till hypofysens och gonadernas produktion av hormoner och vidare det anatomiska underlaget för denna hormonproduktion. Del II innehåller därför anatomiska beskrivningar av hypofysen, gonaderna och saccus vasculosus hos några labyrintfiskar. Förekomsten av neurosekretion i hypothalamus och hypofysen skildras i anslutning härtill.

Del II omfattar även en kvantitativ beskrivning av tillväxtförhållandena hos *Colisa lalia* och hybriden *Colisa labiosa* × *lalia*. Efter en beskrivning av bobyggnadsbeteendets frekvens, använd som ett mått på fortplantningsdriften, ges en framställning av den ålder och storlek, vid vilken hanarnas könsdifferentiering äger rum och bobyggnadsbeteendet först börjar uppträda.

Den avslutande tredje delen jämför fortplantningsbeteendet hos de studerade labyrintfiskarterna, varvid också likheter och olikheter med andra benfiskgrupper redovisas. Översikter lämnas vidare av den litteratur som behandlar fortplantingsbeteendets samband främst med hypofys- och gonad-

sekretionen. Labyrintfiskarnas beteende under akvarieförhållanden analyseras och diskuteras med avseende på graden av differentiering hos olika arter samt beteendets funktion i samband med parbildning och fortplantning. Beteendets beroende av biotiska och abiotiska miljöfaktorer samt differentieringen av inresekretoriska organ beröres ävenledes.

## Biotoper och ekologiska faktorer (I, III)

Labyrintfiskarnas utbredningsområde är främst koncentrerat till Sydostasien och Västafrika. I Asien förekomma de huvudsakligen i låglänta kusttrakter, risfält och översvämningsområden och påträffas ytterst sällan på mer än 1500 meters höjd. Utbildandet av suprabranchialorganet (se I) möjliggör för labyrintfiskarna att leva i stillastående vattensamlingar med nästan total syrebrist.

En schematisk framställning av det komplicerade växelspelet mellan en mängd olika ekologiska faktorer, främst temperatur, nederbörd och ljus, och labyrintfiskarnas fortplantning presenteras i Fig. 6 i del III.

## Färgteckningar och färgförändringar (I, III)

Mönster och färgteckningar uppbyggas av mörka melanoforer och silverglänsande, starkt ljusbrytande, guano-(irido-)forer. Av lipoforer förekomma både gula xantho- och röda erythroforer. Alloforer samt s.k. kromatiska organ ha påträffats. Hanarna ha genomgående betydligt fler erythroforer än honorna, som förefalla ha fler guanoforer än dessa. Hos sterila honor av exempelvis *Colisa lalia* påträffas dock en myckenhet erythroforer. Av lipoforerna bildas xanthoforerna först i form av fria celler, som med tilltagande ålder hos hanen sluta sig samman i täta förband, vanligtvis i samband med att de ombildas till erythroforer. Denna process sker hos hanen i samband med könsmognaden. Gamla hanar kunna sekundärt uppvisa total avsaknad av röda erythroforer i huden.

Hanarna av de olika labyrintfiskarterna ha olika högt differentierade »praktdräkter», vilka äro särskilt vackert utbildade hos revirförsvarande och yngelvårdande arter som *Colisa lalia* och *Macropodus opercularis*.

Funktionen av »praktdräkten» hos revirförsvarande arter synes dels vara att framhäva könsskillnaderna, dels också att förhindra hybridisering, stimulera individer av det motsatta könet men samtidigt verka repellerande på kringströvande, icke lekmogna fiskar av bägge könen, samt på revirförsvarande hanar.

De två mycket närstående arterna *Colisa labiosa* och *lalia* ha ett i det allra närmaste identiskt fortplantningsbeteende, och hybridisering dem emellan

förefaller främst förhindras av olikheter i hanarnas praktdräkt, som hos *labiosa* är homogent sotsvart, och hos *lalia* röd och blå. Efter en lång tids isolering i ett akvarium av en *labiosa*-hona och en *lalia*-hane lyckades det dock att erhålla en hybridavkomma. Den omvända kombinationen synes däremot vara letal.

## Beskrivning av fortplantningsbeteendet (I)

Hos revirförsvarande labyrintfiskarter sker befruktningen av äggen i samband med ett möte mellan hane och hona under ett av hanen byggt bo, som hos de flesta undersökta arter består av skumbubblor. Befruktningsprocenten synes vara hög, vartill den omständighet starkt torde bidraga att hanen i samband med äggläggningen tätt omsluter honans kropp, och att äggen efter ovulationen ofta rinna nerför hanens analfena.

Före befruktningen måste hane och hona utföra en komplicerad rad handlingar (Tabell VI, I). Hanen väljer först ett mindre område, som han försvarar mot främmande inkräktare med ett komplicerat system av agonistiska, främst aggressiva handlingar. Inom detta revir bygger hanen i vattenytan ett bo av skumbubblor, vilka senare uppkomma genom att luft i munhålan blandas med sekret från encelliga slemkörtlar.

Icke lekmogna honor synas ströva omkring i stim, men när en hona blir lekmogen, lämnar hon stimmet och börjar nalkas än den ena, än den andra hanen. Hanarna bilda på lämpliga ställen små, glesa kolonier, och honan söker inhibera hanarnas aggressivitet bl.a. genom att passivt motstå deras angrepp, intaga en »symbolisk inferioritetsställning», varvid honans rundade, äggstinna buk demonstreras. Hanens aggressivitet hämmas vidare genom att honan nalkas hanen vinkelrätt mot dennes längsaxel, samt kanske främst genom att hon uppvisar den honliga lekdräkten, vilken i motsats till hanens karakteriseras av en allmän kontraktion av hudens melanoforer.

Om den hane, som en hona har nalkats, är lekvillig, simmar han henne till mötes och söker sedan leda henne till en plats strax under boet. Honan skall nu snabbt följa efter hanen, helst stöta honom med några lätta puffningar i sidan eller på någon av de opariga fenorna samt glida upp för den kroppssida, som han vänt vinkelrätt mot hennes ansimningsriktning. Sker så, utlöses hos hanen en omklamringsreflex, varvid hanens huvud och stjärtfena mötas kring honans kropp, vilken därvid vanligtvis vändes med buken upp mot vattenytan. I samband därmed genomfars särskilt hanens kropp av en rad muskelkonvulsioner, vilka torde orsaka ejakulationen samt honans äggläggning. Hanen förblir ofta i denna omklamringsreflex under några 10-tal sekunder, innan både han och honan inta en normal simställning och honan simmar bort från hanen. Som regel återkommer hon efter några minuter för nästa äggläggning. Efter ett 20–40-tal sådana äggläggningar är leken till-

ända, och hanen börjar ta vård om äggen och efter ytterligare någon–några dagar om ynglen.

Ofta förlöper dock leken mellan hane och hona väsentligt mer komplicerat, beroende på att hos ettdera eller bägge könen aggressiva, undflyende och sexuella impulser samtidigt kunna föreligga, varvid tidpunkten för äggläggningen avsevärt kan förlängas. När endast aggressions- och flykttendenser äro aktiverade samtidigt, uppträda skrämselhandlingar, och när alla tre, istället »courtship».

### Parbildning, familjebildning och hybridisering (III)

Åtminstone under akvarieförhållanden kan man ej tala om någon egentlig parbildning hos de studerade labyrintfiskarterna utom möjligen hos vissa par av *Colisa lalia* och *Macropodus opercularis*. Inom de undersökta arterna råder under akvarieförhållanden snarast promiskuitet. Hane och hona mötas endast i och för äggläggning under hanens bo några 10-tal gånger i samband med äggläggningen, varefter hanen tar hand om vården av avkomman. Honan antingen jagas bort av eller försvinner ifrån hanen. Dessa förhållanden råda åtminstone i akvarier med fler än ett par, medan i de fall, där under långa tider en hane och en hona av samma art isoleras, ett slags parbildning synes kunna ske.

I akvarier med flera par iakttages däremot ej sällan hur en hane tar vård om ägg från flera olika honor samtidigt, medan en och samma hona kan iakttagas lägga ägg hos flera olika hanar i samma akvarium.

De studerade revirförsvarande labyrintfiskarterna kännetecknas av den typ av familjebildning, som Peters givit beteckningen faderfamilj, dvs. hanen ensam tar vård om ägg och yngel. Åtminstone vissa par av *Colisa lalia* och *Macropodus opercularis* kunna räknas till föräldrafamiljtypen. Arter, som *Anabas testudineus*, tyckas enligt litteraturuppgifter helt sakna yngelvård och torde även i detta avseende vara ursprungliga.

Jämförelser mellan fortplantningsbeteendet hos flera olika labyrintfiskarter rörande ev. isolerande mekanismer ha gjorts. Själva »lek»-beteendet hos revirhållande arter överensstämmer i så hög grad sinsemellan, att endast smärre skillnader ha kunnat konstateras. Det är osäkert i hur hög grad dessa skillnader kunna förhindra hybridisering under akvarieförhållanden. Medan beteendet visar stora överensstämmelser, avvika främst hanarnas praktdräkter så betydligt sinsemellan, att under naturliga betingelser dessa effektivt torde förhindra hybridisering. Några labyrintfiskarter ha konstaterats kunna skilja mellan könen på grund av de olikheter i färgteckning, som kännetecknа dem bägge. Hanen uppvisar i samband med leken melanofor- och erythroforexpansion, honan ofta avsaknad av erythroforer samt kontraktion av melanoforerna. Till underlättandet av könsidentifieringen bidrar dessutom

olikheter i beteende, dvs. rörelser och konfiguration. Som exempel kunna de bägge allopatriska arterna *Colisa lalia* och *labiosa* nämnas. Deras sexuella beteende överensstämmer nästan helt, men deras hanliga praktdräkter äro sinsemellan mycket olika. Inga positiva resultat ha erhållits vid korsningsförsök med *Trichogaster leeri* och *T. trichopterus*. I naturen kan man förmoda, att skillnader i biotopval, näringsförhållanden och bundenhet till ekologiska nischer effektivt förhindra hybridisering.

### Differentiering och försök till härledning av vissa fortplantningshandlingar (I, III)

De revirförsvarande arterna ha ett rikare differentierat fortplantningsbeteende än de icke revirtrogna, särskilt med avseende på förekomsten av bobyggnads- och parentalt beteende. Hos några arter, som leva i rinnande vattendrag, ha hanarna i stället för bobyggnadsbeteende vanan att förvara ungarna under en kortare tid i munhålan eller i anslutning till gälbladen, detta förmodligen som en anpassning till livet i strömmande vatten. Det är intressant att finna, att inom ett och samma släkte (*Ctenopoma* från Afrika) finner man arter med bobyggnadsbeteende (*fasciolatum*), utan bobyggnadsbeteende (*oxyrhynchus*) och med yngelvård (munruvaren *multispinis*).

Ursprunget till flera lekhandlingar har utförligt diskuterats och analyserats, särskilt handlingar, som utföras i omedelbar anslutning till äggläggningen. I samtliga fall förefalla dessa handlingar kunna tolkas som orsakade av en samtidig aktivering av antagonistiska drifter eller tendenser, främst konflikter mellan parnings-, flykt- och/eller aggressivitetsdrifterna. Några exempel på dylika ambivalenta handlingar äro bl.a. hanens uppsökande av honan och hennes ledande till boet (zig-zag ledande).

Samtliga handlingar, vilka innebära en utfällning av fenor, gällock och branchiostegalmembraner, synas ha sitt ursprung i en konflikt mellan aggressions- och flykttendenser, som ha aktiverats samtidigt (se kapitel IV i del III). Icke sällan ha s.k. överslagshandlingar, displacement activities, iakttagits. Dessa uppträda (1) vid konflikt mellan aktiverade, antagonistiska drifter av medelstark intensitet och (2) vid tillfällen, då utförandet av en viss handling hindras antingen på grund av avsaknaden av utlösande stimuli eller på grund av förekomsten av en konfliktsituation. Överslagshandlingar äro bl.a. bobyggnad, »fanning», »yawning» och »head-down posture».

Några exempel skola nämnas på handlingar, vilka orsakas av en samtidig aktivering av antagonistiska tendenser. *Colisa*-hanens ledande av honan till boet, och kampfiskhanens ansimning mot och ledande av honan äro typiska sådana handlingar. *Colisa*-hanen, som simmat mot honan, vänder i närheten av henne och simmar med zigzagrörelser mot boet, vändande huvudet än till vänster, än till höger. Ansimningen mot boet är boledandets sexuella kom-

ponent, vändningarna och uppehållet under ledandet, varvid hanen vanligtvis intar en ställning med kroppen vinkelrätt mot simriktningen, dess aggressiva komponent (se Figs. 2–3 i del III).

En konflikt mellan aggressivitet och flykt, varvid dessa tendenser också alternerande dominera varandra, sker bl. a. i samband med revirstridigheter, då två hanar kunna stå vid gränsen mellan två revir och utföra s. k. pendelrörelser, dvs. de oscillera fram och tillbaka inom ett begränsat område.

Den vanligaste överslagshandlingen synes vara överslagsbobyggandet. *Lalia*-hanar, som isolerats en och en i små glaskärl, som stå invid varandra, så att hanarna kunna iakttaga varandras rörelser men ej nå varandra, uppvisa en mycket hög bobyggnadsintensitet och -frekvens. Detta förefaller bero på att de aggressivt motiverade hanarna, vilka samtidigt utföra skrämselhandlingar mot varandra, sakna möjligheter att aktivt angripa och bita varandra, och då aggressionen hämmas, inträder en överslagshandling, i detta fallet i form av bobyggnad. En annan överslagshandling utgöres av »head-down posture», som har iakttagits hos hanar och honor av *Colisa lalia* och *labiosa* (Fig. 4 i del III). Denna utföres så att huvudet riktas rätt ner mot botten med kroppssidan antingen vinkelrätt mot eller parallellt med den fisk, inför vilken handlingen utföres. Denna handling synes orsakas av en samtidig aktivering av aggressions-, flykt- och parningstendenser.

Det tycks vara möjligt att förklara förloppet av labyrintfiskhanens omklamringsreflex och dennas utlösning och upphörande i överensstämmelse med den bild som Russell har givit av hanarnas omklamringsreflex hos den amerikanska klogrodan, *Xenopus*. Impulser nå »clasping coordination unit» dels temporärt från »clasping correlation unit» och dels från »unclasping correlation unit». När den förstnämnda av de två är starkast, sker omklamring. Denna upphör, när förhållandet är omvänt (Fig. 5 i del III).

### Funktionen av olika handlingar, tillhörande fortplantningsbeteendet (III)

Det sexuella beteendets viktigaste funktion är att söka uppnå en synkronisering av hanens och honans fortplantningscykler genom visuell och taktil stimulering samt att bidraga till att förhindra hybridisering.

Hanen hos de arter, som författaren huvudsakligen studerat, utstakar ett revir, inom vilket han icke tolererar andra främmande fiskar än sådana, som uppvisa vissa speciella signalhandlingar eller färgteckningar, dvs. lekmogna honor. Då honorna som ovan nämnts äro mycket mindre revirtrogna och simma omkring bland de revirhållande hanarna, kunna de leka med just den eller de hanar, som befinna sig i samma fas av fortplantningscykeln. Härigenom befrämjas panmixi och sammanträffandet av mogna ägg och spermier. En ytterligare garanti för att därvid endast verkligt könsmogna hanar och honor mötas är det komplicerade »spel» som föregår äggläggningen och

befruktningen. Därtill inverkar eventuellt också hanarnas artspecifika praktdräkter. Sedan äggen lagts, samlar hanen, hos vissa arter ganska regelbundet assisterad av honan, in äggen och blåser ut dem i boet. Detta, som hos *lalia* och hos *Trichogaster*-arter nästan uteslutande består av skumbubblor, svävar i vattenytan, medan det hos *Osphronemus goramy* göres enbart av växtdelar och vilar mot botten. Skumboen ha vanligtvis en viss utsträckning ovan och under vattenytan, varigenom ett ökat gasutbyte kan äga rum med avgivande av koldioxid och upptagande av syre mellan ägg och yngel och den fria luften. Ägg, som falla ur boet, samlar hanen in och blåser sedan ut dem i boet, medan ägg, som inte befruktats eller som angripits av svamp eller bakterier, bortskaffas från boet. Sedan äggen kläckts, vanligtvis efter 24–36 timmar vid ungefär 27° vattentemperatur, vårdar hanen ynglen ännu flera dagar, hos vissa arter enligt uppgift flera veckor.

### Några viktigare endokrina organs anatomi och histologi (II)

I samband med frågan om regulationen av fortplantningsbeteendet hos de undersökta labyrintfiskarterna upptogos preliminära undersökningar av uppbyggnaden av och histologiska förändringar i några viktigare endokrina organ såsom hypofysen och gonaderna.

Hypofysen är av den platybasiala typen med följande distinkta delar: tuberalis, intermedia, distalis och nervosa. I distalis påträffades huvuddelen av de stora basofila cellerna, vilka hos råtta och mus av Halmi ansetts bestå av gonadotropha och thyrotropha celler genom olikhet i färgaffinitet.

Omedelbart bakom hypofysen ligger saccus vasculosus, ett organ av okänd funktion. Det uppbygges huvudsakligen av kronceller, som kanta de stora håligheter, s.k. lumina, som finnas i saccus. Med hjälp av Halmi-färgning kunde sekretionsprocesser påvisas i kroncellerna, och hos en del fiskar voro lumina fyllda av sekret. En parig, väl utbildad pseudobranchie påträffades också hos de undersökta labyrintfiskarterna.

Med Gomori's krom-hämatoxylin-floxin-färgning påvisades förekomsten av neurosekretion, främst i nucleus praeopticus magnocellularis. Sekretet ledes via tractus praeoptico-hypohyseus till hypofysens neuraldel. En mäktig ansamling sker vid gränsytan mellan adeno- och neurohypofysen. Enstaka neurosekretoriska fibrer påträffades bland intermedia- och distalis-celler. Det sker ev. även en transport till hypofysen från hypothalamus via kapillärer.

Medan testiklarna uppvisade föga av intresse, konstaterades i ovarierna förekomsten av »pre-ovulation corpora lutea». En invandring av granulosaceller äger rum, och dessa resorbera äggets innehåll. Hela ägget uppfylles snart av granulosa-celler, som ombilda gulan till ett flytande ämne, vilket upplagras i stora vakuoler. Nästa stadium är att theca-celler och kapillärer vandra in. Granulosa-cellerna synas avge det bildade ämnet till kapillärerna. Slutligen inträffar en degeneration av hela bildningen.

### Kvantitativa data över tillväxt och bobyggnadsfrekvens (II)

Senare delen av del II upptar en kvantitativ beskrivning av tillväxt och fortplantningsaktivitet hos några hanar av *Colisa lalia* och hybriden *labiosa* × *lalia*. Båda visade ungefär följande tillväxtförhållande: de unga fiskarna tillväxte i genomsnitt 2–4 mm i total längd på 20–25 dagar, varefter följde en kortare period av mycket snabb tillväxt, vanligtvis i samband med inträdande könsmognad och det första uppträdandet av bobyggnadsbeteendet, varefter tillväxthastigheten åter avtog. Mycket gamla fiskar uppvisade ibland även en kroppslängdsminskning. Åldern och längden, vid vilken perioden av forcerad tillväxt inträdde, varierade dock starkt hos hybridhanarna.

Maximala totallängden hos hybridmaterialet visar en antydan till en uppklyvning i två grupper, den absolut största utgörande fiskar, som voro något längre än den iakttagna maximilängden hos *lalia*, den andra sammanfallande med eller överskridande den iakttagna maximilängden för *labiosa*. Endast en hybridhane blev längre än 80 mm, och de minsta blevo 50–55 mm. Det måste dock i detta sammanhang erinras om att det är omöjligt att generalisera från mitt material. Detta beror på att de undersökta *lalia* och hybridhanarna endast utgöra delar av större populationer, och att ett icke slumpmässigt urval skett. Vi ha vidare att räkna med ett selektivt bortfall beroende på dödsfall som följd av medfödd svaghet, för stark vitalitet, injektionsförsök och behovet av material för histologiska undersökningar.

Bobyggnadsfrekvensen uppvisade mycket stor variation mellan de olika hybridhanarna, trots att miljöfaktorerna voro starkt homogeniserade. En hane byggde exempelvis oavbrutet under 64 dagar. Den starka variabiliteten i bobyggnadsfrekvens kan kanske främst förklaras med hybridernas genetiska konstitution, samt miljöfaktorer som vegetation och temperatur.

Jämförelser göras slutligen mellan åldern och storleken av *lalia* och hybridhanar vid tidpunkten för avslutandet av differentieringen av den hanliga praktdräkten och det första uppträdandet av bobyggnadsbeteendet. Genomgående är att hybridmaterialet uppvisar en mycket mer heterogen sammansättning och en större variabilitet i värdena än *lalia*.

### Drag ur labyrintfiskarnas sexualendokrinologi (III)

*Colisa labiosa* × *lalia* hybridernas utseende var intermediärt i förhållande till föräldraarternas, ehuru *lalia*-karaktärerna dominerade. Det dryga hundratalet hybrider utvecklades samtliga till fiskar med klart hanligt utseende och beteende. De visade t.o.m. en ovanligt intensiv bobyggnadsfrekvens och lekte ofta med honor av de bägge föräldraarterna. Vid undersökning av hybridhanens inre byggnad konstaterades dock, att könsorgan fullständigt saknades. Ett stort antal hanar undersöktes, och materialet snittades och

färgades, allt med negativt resultat. Denna iakttagelse aktualiserade den gamla diskussionen om huruvida sekretionen från gonaderna eller från hypofysen direkt bestämmer fortplantningsbeteendet.

I samband med undersökningar av gonadhistologi och ev. förekomst inom det egna materialet av funktionella könsomvandlingar gjordes en annan intressant upptäckt: i synnerhet honorna av de undersökta arterna undergingo vid angrepp av fykomyceten *Ichthyophonus* markanta förändringar. Ovarierna tillbakabildades mer eller mindre fullständigt, en markant utbildning av erythroforer ägde rum, men honorna liknade hanarna icke endast till utseende, utan uppvisade även hanligt beteende, främst bobyggnad.

Tidigare ha liknande iakttagelser av förändringar i beteende och färgteckning gjorts av andra ichthyologer, men de ha tolkat sina iakttagelser fel. Sålunda ha *Ichthyophonus*-cystor beskrivits som »residual bodies» efter degenererade ägg eller som amöboida ägg, vilka i samband med en påstådd könsomvandling skulle ha vandrat ut från ovarierna till andra organ såsom lever, njure, mjälte och hjärna. En översikt av litteraturen rörande dessa frågor visar att flera tidigare, som könsomvandling beskrivna fall måste hänföras till parasitangrepp och ej utgöra exempel på könsomvandling. Detta gäller såväl Anabantidae som flera andra benfiskfamiljer.

I samband med diskussionen om könsomvandling hos Anabantidae presenteras en översikt över könsbestämning och -differentiering hos benfiskar med särskild hänsyn till Anabantidae (III, kapitel IX). Därvid har bl.a. konstaterats, att stora växlingar i könskvoten inom kullarna föreligga under olika tider av året. Detta förhållande kan tyda på en fenotypisk inverkan på könsdifferentieringen av temperatur och kanske främst näringsförhållanden. Inga fall av hermafroditism eller funktionell könsomvandling ha kunnat konstateras, i motsats till vad som beskrivits av några andra forskare. Olikheten i resultat kan eventuellt dels tillskrivas genetiska skillnader i materialen, dels förekomsten av stammar med stabila resp. mer labila könsmekanismer och dels också ett förbiseende av att fenotypiska hanar kunna utgöras av sterila honor med degenererade ovarier.

Förberedande försök ha gjorts med en del hormoner för att söka få en inblick i regulationen av fortplantningsbeteendet hos en del labyrintfiskar. Därvid framkom bl.a. att intramuskulär eller subkutan injektion av koncentrerade doser av testosteron propionat i honor av *Colisa lalia* kan framkalla utbildandet av hanlig praktdräkt och bobyggnadsbeteende samt utstakandet och försvarandet av revir. Testosteronets effekt synes åtminstone delvis vara indirekt och åstadkommas genom en destruktion av ovarierna. Försök med andra hormoner gåvo osäkrare resultat, medan injektion av östron tycks inhibera bobyggandet hos de flesta hanar. En översikt av den hormonella regulationen av fortplantningsbeteendet och av andra sekundära könskaraktärer ges i kapitel VIII i del III.

Undersökningen påbörjades 1951 vid Uppsala universitets zoologiska institution. Under de gångna åren har jag haft förmånen att få diskutera olika problem i samband med undersökningen med lärare, kolleger och vänner, som också gett mig många goda råd och uppmuntran. Det är i detta sammanhang en stor tillfredsställelse att få framföra ett varmt tack till alla dem, som därvid varit mig behjälpliga. Utan den mycket stimulerande och intressanta undervisning, som jag alla år åtnjutit av mina lärare, torde detta arbete kanske aldrig ha skrivits. Mitt tack går därvid främst till professorerna Sven Hörstadius, Per Eric Lindahl, Gösta Jägersten, laboratorerna Bertil Kullenberg och K.-G. Nyholm samt docenterna Leo Abolinš, Åke Holm och Björn Petersen. I samband med det redaktionella utarbetandet av denna avhandling har jag särskilt blivit professorerna Nils von Hofsten och Sven Hörstadius stort tack skyldig för ett aldrig sinande intresse samt för en mängd goda råd och värdefulla förslag till förbättringar. Många och intressanta endokrinologiska diskussioner har författaren haft med Dr P. O. Lundberg, Medicinsk-Anatomiska Institutionen, Uppsala, och sektion II av del II har utarbetats i samråd med fil. kand. Avo Raud, Statistiska Institutionen, Uppsala. I samband med utformningen av kapitel IX i del III har jag fått många värdefulla råd av docent Börje Lövkvist och fil. mag. Bo Svenonius.

Mitt uppriktiga och varma tack går också till fröken Amy Wästfelt för den stora omsorg hon lagt ned på illustrationerna, till fru Ulla Schött för hennes långa och svåra arbete med de engelska översättningarna och till fröken Anita Borg för allt besvär renskriften av mina manuskript orsakat. Utan dessas hjälp hade mitt arbete avsevärt försvårats och fördröjts.

Understöd ha för undersökningens utförande lämnats av Statens Naturvetenskapliga Forskningsråd och M. Bergvalls Stiftelse. Bidrag till översättning till engelska av del I–III ha givits av Längmanska Kulturfonden och Carl Schwartz' minnesfond, och de franska sammanfattningarna ha delvis bekostats av forskningsrådet.